

PRIMER REGISTRO FÓSIL DEL GÉNERO *OLIGOSARCUS* GÜNTHER, 1864 (TELEOSTEI: CHARACIFORMES)

*[First fossil record of the genus Oligosarcus Günther, 1864
(Teleostei: Characiformes)]*

Sergio BOGAN (*)

Martín L. DE LOS REYES (**)

(*): Área Paleontología. Fundación de Historia Natural “Félix de Azara”. Departamento de Ciencias Naturales y Antropología. CEBBAD - Universidad Maimónides. Valentín Virasoro, 732 (C1405BDB). Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Correo-e: sergiobogan@yahoo.com.ar

(**): Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. Museo de Ciencias Naturales de La Plata. Paseo del Bosque, s/n (1900). La Plata, Buenos Aires, Argentina. Correo-e: delossreyes@yahoo.com.ar

(FECHA DE RECEPCIÓN: 2009-02-06) (FECHA DE ADMISIÓN: 2009-02-23) (ÚLTIMA REVISIÓN: 2009-03-18)
BIBLID [0211-8327 (2009) 45 (1); 41-52]

RESUMEN: En este trabajo se dan a conocer los primeros registros fósiles del género *Oligosarcus* Günther, 1864 sobre la base de materiales recuperados en facies lacustres correspondientes al Piso-Edad Bonaerense (Pleistoceno medio) de la localidad de Centinela del Mar, Provincia de Buenos Aires, Argentina. El presente registro está constituido por huesos dentarios aislados con una combinación de caracteres única que permite una segura identificación de índole genérica. De las comparaciones con especies actuales del género *Oligosarcus* se concluye que el material fósil puede agruparse con aquellas especies que cuentan con un número elevado de dientes en la segunda serie del dentario. El material aquí comunicado constituye el primer Characiformes fósil descripto para la región pampeana argentina.

Palabras clave: Characiformes, Characidae, *Oligosarcus*, Bonaerense, Pleistoceno medio, Argentina.

ABSTRACT: In the present paper the first fossil record for the genus *Oligosarcus* Günther, 1864, is reported, on the basis of specimens collected in Bonaerian stage (Mid-Pleistocene) from the Centinela del Mar locality, Buenos Aires province, Argentina. The present record is based on isolated dentary bones that exhibit a unique combination of traits that allow an unequivocal generic determination. On the basis of detailed comparisons with living species of the genus *Oligosarcus*, the fossil material is well nested within the species that show a large number of teeth in the second series of the dentary bone. The material here described constitutes the first fossil Characiformes described from the Argentine Pampas.

Key words: Characiformes, Characidae, *Oligosarcus*, Bonaerian, Middle Pleistocene, Argentina.

INTRODUCCIÓN

El presente trabajo tiene como objetivo dar a conocer los primeros registros fósiles del género *Oligosarcus* Günther, 1864, recuperados en facies lacustres correspondientes al Piso-Edad Bonaerense (Pleistoceno medio) de la localidad de Centinela del Mar, Provincia de Buenos Aires, Argentina (figura 1). En esta localidad se ha recobrado una gran cantidad de restos esqueléticos posiblemente referibles a este género; sin embargo, en la presente comunicación se hará hincapié únicamente en la descripción del dentario, dado que, como se verá más adelante, constituye una unidad anatómica de gran valor taxonómico.

Las especies del género *Oligosarcus* son conocidas comúnmente con el nombre de “dientudos”. Se trata de peces Characiformes incluidos dentro de la familia Characidae. La ubicación filogenética del género dentro de la familia ha sufrido grandes modificaciones en la historia reciente de la filogenia de los Characiformes. ROBERTS (1969) publicó un estudio osteológico de varias especies de Characiformes, en el que confirma cierta filiación entre los géneros *Acestrorhynchus* y *Oligosarcus*. Durante ese mismo año, MENEZES (1969) realizó la primera de las más recientes revisiones del clado denominado Acestrorhynchini, que consistía en el agrupamiento de las especies de los géneros *Oligosarcus* y *Paroligosarcus* (monotípico) con las del género *Acestrorhynchus*. *Oligosarcus* era considerado el género hermano de *Paroligosarcus*, el cual presentaba dientes tricúspides y pentacúspides en la serie dentaria anterior, una condición que fue considerada plesiomórfica para *Paroligosarcus*, puesto que todas las especies de *Oligosarcus* (figura 2) y *Acestrorhynchus* presentaban dientes cónicos y/o caniniformes en la parte anterior del dentario y en el premaxilar. La posesión de dientes tricúspides en otros carácidos llevó a considerar a *Paroligosarcus pintoii* como la especie más basal del clado Acestrorhynchini, agrupación que tiempo después adquirió estatus de subfamilia (MENEZES, 1976). Estudios posteriores de la morfología osteológica llevaron a reconsiderar la validez de este género, concluyendo que *Paroligosarcus* constituye un sinónimo júnior de *Oligosarcus* (MENEZES & GÉRY, 1983).

En principio, tanto MENEZES (1976) como GÉRY (1977) consideraban a los Acestrorhynchini como un conjunto monofilético. Sin embargo, tras la descripción de siete nuevas especies para la subfamilia, MENEZES & GÉRY (1983) revisaron tanto los caracteres osteológicos como la manifestación diferencial de caracteres vinculados al dimorfismo sexual en ambos géneros. Dichos autores señalaron que el agrupamiento no constituiría un grupo monofilético aunque consideraron que ambos géneros compartían una serie de caracteres derivados. Basándose en la ausencia de hueso supraorbital, MENEZES (1988) sugirió que *Oligosarcus* podía ser un Tetragonopterinae. Esta

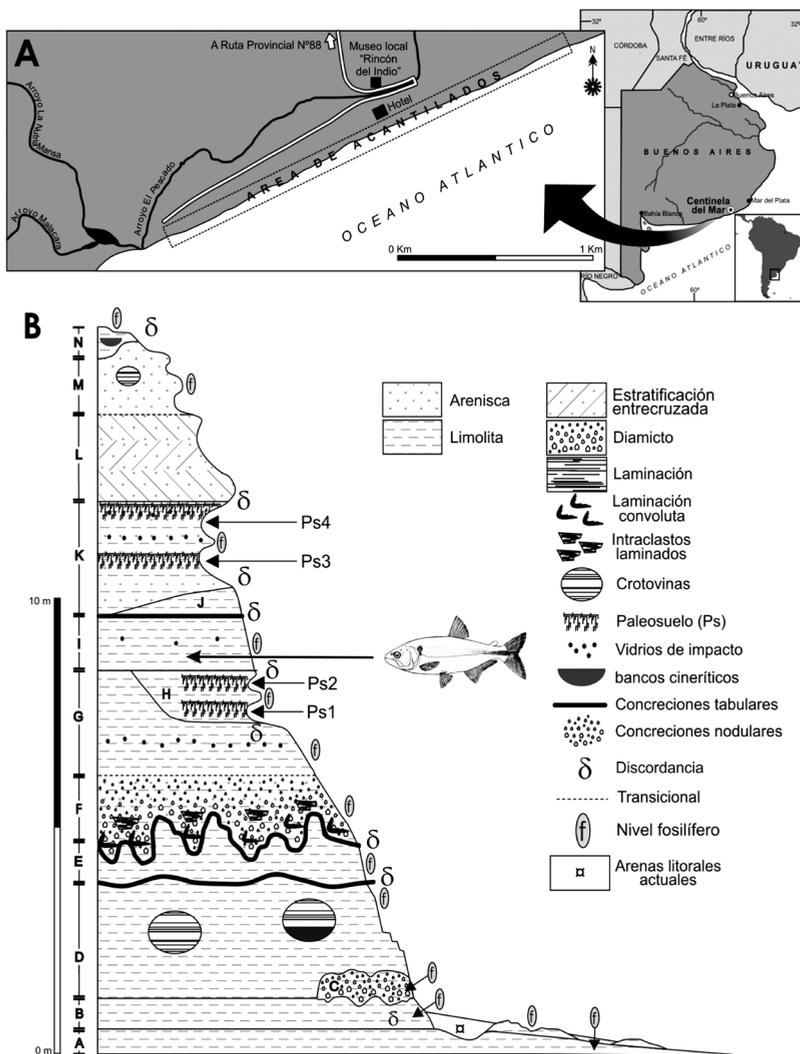


Figura 1. A: Ubicación geográfica de la localidad Centinela del Mar (CdM).
B: Perfil estratigráfico integrado de la localidad CdM.

correspondencia filogenética fue compartida por BUCKUP (1998), quien argumentó que no había evidencia sobre la relación entre las especies del género *Acestrorhynchus* y *Oligosarcus*. De esta forma, la subfamilia Acestrorhynchinae (ahora sólo compuesta por las especies del género *Acestrorhynchus*) fue removida de Characidae, obteniendo estatus de familia y vinculación directa con otras familias basales de Characiformes (LUCENA, 1993; BUCKUP, 1998).

Por otra parte, las especies del género *Oligosarcus* continuaron dentro de Characidae como agrupación *incertae sedis*, al igual que más de un centenar de otros géneros de carácidos (LIMA *et al.*, 2003), y sólo pudieron ser vinculadas filogenéticamente a mojarras del género *Astyanax* (LUCENA, 1993; BUCKUP, 1998). Esta correspondencia se vio reforzada con estudios genéticos posteriores (KAVALCO *et al.*, 2005).

De este modo, el género *Oligosarcus* se encuentra en la actualidad ubicado entre los Characiformes *incertae sedis*.

Oligosarcus se distribuye en la actualidad en los ríos costeros del SE de Brasil, el sistema lagunar costero de Rio Grande do Sul, Uruguay, la Cuenca del Plata, y los cursos de vertiente atlántica en la provincia de Buenos Aires, hasta Bahía Blanca (BRAGA, 1994). Habita tanto ambientes lóticos como leníticos (BRAGA, 1994). Son especies carnívoras, consumidoras de insectos y crustáceos y, en menor medida, de otros peces (BRAGA, 1994).

MENEZES (1988) divide en dos grupos a las especies de *Oligosarcus* de acuerdo con su patrón geográfico de distribución. Distingue así un grupo de tierras bajas y un grupo del plateau, que incluye entre otras a dos especies andinas, *O. bolivianus* y *O. schindleri*, características de ambientes de 800 a 1.500 msnm.

Existen dos especies de *Oligosarcus* registradas actualmente para la Provincia de Buenos Aires: *O. oligolepis* y *O. jenynsii*. La primera se distribuye por el delta del Paraná hasta el Río de la Plata, así como por los tributarios de éste (como el arroyo Villoldo en Punta Indio, que constituye su distribución más meridional) (ALMIRÓN, 1990). Por otra parte, *O. jenynsii* constituye la especie que alcanza la distribución más meridional para el género, pudiendo registrarse hasta el arroyo Napostá en Bahía Blanca (CAZZANIGA & SITJAR, 1986) y recientemente se la ha reportado para la cuenca del Río Colorado (ALMIRÓN *et al.*, 1997). Es ésta la única especie actualmente presente en los cursos de agua y lagunas de las inmediaciones de la localidad de Centinela del Mar.

GEOLOGÍA Y EDAD

El esquema estratigráfico adoptado en este trabajo es el propuesto por CIONE & TONNI (1999, 2005). El concepto aplicado de "litofacies" corresponde a READING & LEVELL (1996).

La localidad de Centinela del Mar (38° 26' S, 58° 14' O), antiguamente conocida como "Baliza" o "Barranca Malacara", se ubica geográficamente en la costa atlántica bonaerense (figura 1A). Allí se levanta un acantilado

litoral con una extensión aproximada de 2,85 km cuya altura fluctúa entre 5 y 15 m. En la secuencia expuesta se encuentran representadas un conjunto de litofacies referibles al intervalo Plioceno tardío-Pleistoceno tardío (DE LOS REYES *et al.*, 2006).

Los ejemplares objeto de esta comunicación han sido colectados de la unidad I (figura 1B), representada por limos arcillosos, verdosos a verdgrisáceos, muy plásticos, cuya potencia fluctúa entre los 0,5 y 2 m. En la mayor parte de la secuencia expuesta, una discordancia erosiva separa las unidades I y H. Por otra parte, el techo de la unidad I posee un desarrollo perfectamente horizontal en todo el perfil, y se halla coronado por mantos de concreciones calcáreas nodulares y tabulares. Sobre el mismo se encuentra depositada la unidad J en franca discordancia erosiva.

La génesis del estrato I estaría vinculada a llanuras de inundación, con la presencia de cuerpos lenticulares permanentes (clásicas lagunas pampeanas), algunos de relativa profundidad. Esta idea es sustentada tanto por la evidencia sedimentológica como por la naturaleza tafonómica y taxonómica del conjunto faunístico exhumado (BOGAN *et al.*, 2006; CENIZO & IBÁÑEZ, 2006).

El nivel E, que infrayace al nivel donde fue exhumado el material, es portador de escorias datadas por técnicas radiométricas ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$) en 230 ± 30 ka (SCHULTZ *et al.*, 2004). Por otra parte, el nivel suprayacente (K) ha sido interpretado como un ambiente de mezcla (ISLA *et al.*, 2000; SCHULTZ *et al.*, 2004), representando facies esturiales de la transgresión marina Belgranense (=Fm. Pascua, sensu ISLA *et al.*, 2000), correlacionable con el interglacial Sangamoniano o Tirreniano de 125 ka (estadio isotópico 5e).

De esta manera, el nivel I estaría incluido dentro del intervalo cronológico 230-125 ka, correspondiente a la parte más alta del Piso-Edad Bonaerense (Pleistoceno medio tardío) y muy cercano al límite propuesto para la transición Lujanense-Bonaerense (CIONE & TONNI, 1999).

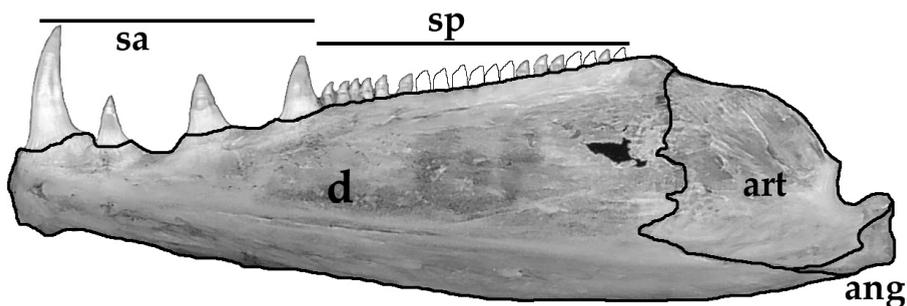


Figura 2. *Oligosarcus oligolepis*. Rama mandibular izquierda en vista lateral externa (material comparativo), d: dentario, art: articular, ang: angular, sa: serie dental anterior, sp: serie dental posterior.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Orden CHARACIFORMES Regan, 1911

Familia CHARACIDAE Eigenmann, 1910

Subfamilia *incertae sedis*Género *Oligosarcus* Günther, 1864*Oligosarcus* sp.

Abreviaturas: d: dentario; art: articular; ang: angular; MLP: Colección División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

Material referido: MLP 04-V-2-318. Dentario izquierdo completo (figura 3); MLP CD 04-V-2-319. Dentario derecho carente del extremo distal de la serie dental posterior (figura 4); MLP 04-V-2-320 a MLP 04-V-2-342. Fragmentos de huesos dentarios.

DESCRIPCIÓN

La presente descripción se basa en el ejemplar MLP CD 04-V-2-318 por ser el único dentario completo colectado. Se trata de un dentario robusto, fuerte y relativamente alargado, de unos 31 mm de longitud máxima. La sínfisis dentaria cuenta con cinco pliegues interdentarios. Los alvéolos de la dentición se caracterizan por estar dispuestos en una única hilera de dientes, que puede distinguirse en una serie de posición anterior y una serie posterior. La primera consta de cuatro bases subcirculares, de las cuales la base 1 es la de mayor diámetro y se ubica más próxima a la sínfisis. La altura del dentario tomada en este punto es de 0,52 mm. A continuación se encuentra la base 2, que es la de menor tamaño y se conecta anteriormente a la base 1, siendo estas dos bases las únicas que se encuentran en contacto entre sí. La base 3 es de mayor tamaño que la segunda, y la base 4 es más grande aún que la 3, y algo menor que la 1. Después de la última base se encuentra una hilera de 21 pequeños alvéolos; la longitud de esta segunda serie dental es de 14 mm y la altura del dentario tomada al final de esta serie dental es de 12 mm.

Ubicadas contigua y posteromedialmente con respecto a cada una de las cuatro bases de la dentición anterior, se hallan cavidades de contorno subcircular irregular en las que se observan los dientes de reemplazo. El diente 1 es de tipo caniniforme mientras que los tres restantes son cónicos, aunque con tendencia caniniforme.

En vista lateral, la superficie del hueso presenta fuertes rugosidades y una serie de poros representan al canal sensorial lateral, el que atraviesa longitudinalmente el dentario.

El ejemplar MLP 04-V-2-319 exhibe una morfología muy similar al anterior, es de tamaño algo menor y presenta la porción posterior de la serie dental incompleta, pudiéndose cuantificar 16 bases de dientes. En

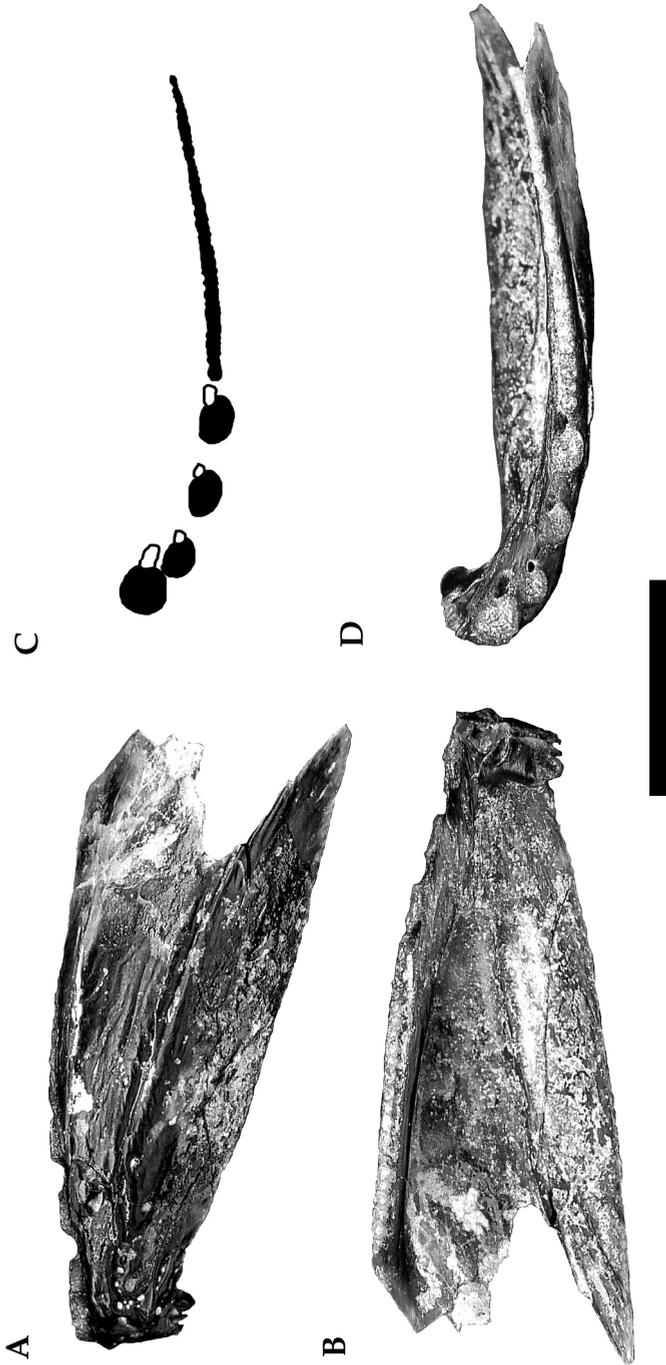


Figura 3. *Oligosarcus* sp. Dentario izquierdo (MIP 04-V-2-318). A: vista lateral externa, B: vista lateral interna, C: gráfico de la disposición de los alvéolos, D: vista dorsal. La escala representa 10 mm.

este ejemplar también fue posible registrar dientes de reemplazo, cónicos y caniniformes ubicados dentro de las cavidades que se hallan próximas a cada base de implantación de los dientes de la serie anterior.

En base a la frecuencia y lateralidad de los dentarios que conservan la sínfisis dentaria preservada, se estima un mínimo número de individuos (MNI) de 13, sobre una base de 25 dentarios.

DISCUSIÓN

La morfología y disposición de dientes en los Characiformes deben considerarse caracteres altamente diagnósticos (MIQUELARENA, 1986). Los datos obtenidos de los estudios osteológicos y denticionales de las distintas especies de *Oligosarcus* (MIQUELARENA, 1986; MENEZES, 1969, 1987; MENEZES & GÉRY, 1983; RIBEIRO *et al.*, 2007) permiten asegurar que la disposición de la dentición, así como la conformación osteológica de los elementos soportes de ésta (maxilares, premaxilares, dentarios y ectopterigoides), presentan una ordenación similar para todas las especies del género, habiendo leves variaciones en el número de dientes que se encuentran en el maxilar, en el ectopterigoides y, principalmente, en la serie posterior del dentario. Este último hueso presenta una conformación única entre todos los Characiformes. De este modo, los siguientes caracteres combinados permiten asignar estos materiales fósiles al género *Oligosarcus*: dentario fuerte, robusto y alargado; cara lateral externa ornamentada; sínfisis con pliegues interdentarios; dentición dispuesta en una única fila, pudiendo distinguirse una serie anterior y una serie posterior. La primera se compone por unos pocos (4 ó 5) dientes grandes, el sinfisial es el que presenta mayor diámetro en su base, el segundo de esta serie es el que presenta el menor diámetro y los restantes incrementan su tamaño gradualmente, pero sin alcanzar el diámetro del sinfisial. La serie posterior está compuesta por numerosos dientes pequeños.

Dentro del género, es posible efectuar comparaciones entre los materiales fósiles y las especies vivientes del género, que permiten efectuar una referencia infragenerica más acotada. El dentario MLP 04-V-2-318 se distingue de *Oligosarcus pintoi* por presentar dientes cónicos y/o caniniformes en la serie dental anterior, en oposición a los tricúspides que presenta esta última especie. El número máximo de dientes de la serie posterior del dentario reportados en la actualidad para las especies de *Oligosarcus* no supera los 23 (MENEZES, 1969; GÉRY, 1977). La presencia de 21 dientes posteriores en MLP 04-V-2-318 permite agruparlo con las especies que cuentan con números altos de dientes en dicha serie y lo distingue de las especies actuales *O. planaltinae* (13-16), *O. schindleri* (10-15), *O. bolivianus* (12-16), *O. brevioris* (9-15), *O. menezesi* (12-17) y *O. perdido* (14), que presentan rangos de dientes significativamente menores (MENEZES & GÉRY, 1983; MENEZES, 1987; MIQUELARENA & PROTOGINO, 1996; RIBEIRO *et al.*, 2007). Por otra parte, *O. longirostris* (14-19), *O. argenteus* (10-19) y *O. macrolepis* (12-20) presentan un máximo de 19 y 20 dientes en esta serie del dentario (MENEZES & GÉRY, 1983; MENEZES, 1987), condición que los distingue del ejemplar fósil MLP

04-V-2-318. No obstante, consideramos prudente señalar que la diferencia con estas tres últimas especies es poco juiciosa y de valor relativo, puesto que radica sólo en la ausencia de uno o dos dientes, y no descartamos que estas especies alcancen el número de dientes registrado en el ejemplar fósil, aunque hasta la actualidad nunca haya sido reportado ningún caso.

La presencia en el dentario MLP 04-V-2-318 de una serie de pliegues óseos en la sínfisis es un carácter común a muchos Characiformes. La única referencia que se conoce sobre este tipo de pliegues para *Oligosarcus* se encuentra en MIQUELARENA (1986), para la especie *O. jenynsii*. Esta autora señala cambios ontogenéticos drásticos en el número y disposición de estos pliegues óseos sinfisiales para esta especie. Esto último nos lleva a considerar que dichos pliegues son elementos muy variables como para ser considerados indicadores de diferencias de orden específico dentro del género *Oligosarcus* y permite explicar la notable variación observada en las sínfisis recuperadas en Centinela del Mar.

CONCLUSIONES

Los dentarios fósiles de Centinela del Mar presentan una combinación de caracteres osteológicos que permiten referirlos al género *Oligosarcus*. Lamentablemente, la ausencia de caracteres autapomórficos en la osteología

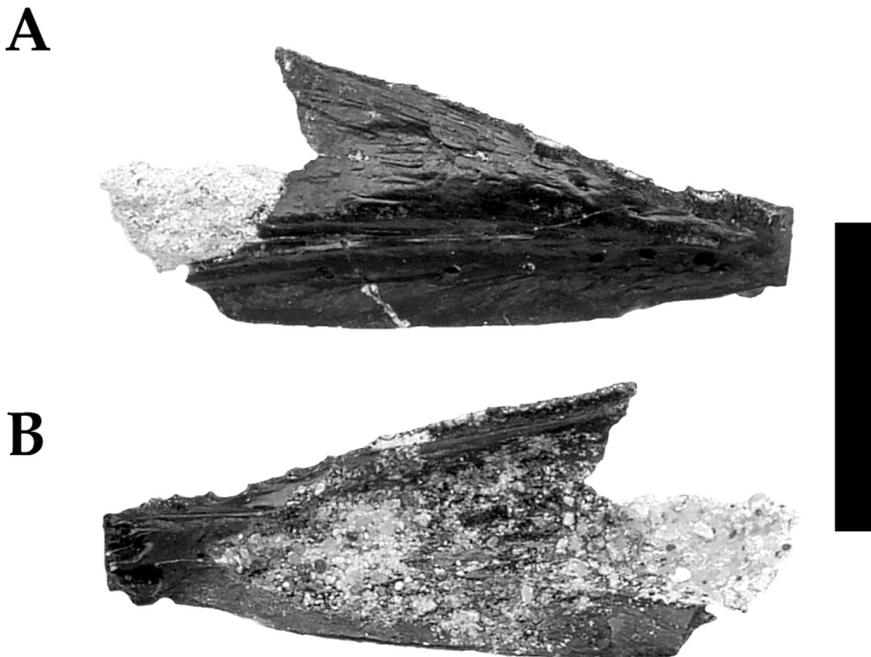


Figura 4. *Oligosarcus* sp. Dentario derecho (MLP 04-V-2-319). A: vista lateral externa, B: vista lateral interna. La escala representa 10 mm.

de las especies del género impide una asignación sistemática más precisa del material aquí descrito. No obstante esta condición, los elementos aquí comunicados pueden ser distinguidos de un número considerable de especies actuales: *O. planaltinae* (13-16), *O. schindleri* (10-15), *O. bolivianus* (12-16), *O. brevioris* (9-15), *O. menezesi* (12-17) y *O. perdido* (14), pudiéndose agrupar con aquellas que cuentan con un número elevado de dientes en la segunda serie del dentario: *O. macrolepis* (12-20), *O. solitarius* (13-23), *O. acutirostris* (11-21), *O. jenynsii* (10-23), *O. oligolepis* (14-22), *O. paranensis* (11-21), *O. robustus* (12-23) y *O. hepsetus* (11-23).

El material aquí comunicado constituye el primer registro fósil para el género *Oligosarcus* y el primer Characiformes fósil (pre-holocénico) reportado para la región pampeana argentina.

AGRADECIMIENTOS

A Naercio A. Menezes por la lectura crítica del manuscrito y los valiosos comentarios efectuados. A Flavia Zorzi por su constante asistencia y colaboración, a F. Agnolin por la lectura del manuscrito y sus valiosas sugerencias. A C. Larriestra, E. P. Tonni, G. Scillato-Yané, familia De los Reyes, Daniel Rey, Silvio Lorenzini, Carlos Canelo y a la Fundación de Historia Natural Félix de Azara, por la colaboración prestada a los autores.

Trabajo realizado en el marco del Proyecto “Análisis bioestratigráfico y paleoambiental de los afloramientos fosilíferos de la localidad de Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires, Argentina (Plioceno tardío-Pleistoceno tardío)”, Universidad Nacional de La Plata (resolución: 1000-03215-2005).

BIBLIOGRAFÍA

- ALMIRÓN, A. (1990): Presencia de *Cyphocharax saladensis* (Meinken, 1933) (Pisces, Curimatidae) en ambientes cercanos al Río de la Plata. *Neotropica*, **36** (95): 44.
- ALMIRÓN, A.; AZPELIQUETA, M.; CASCIOTTA, J. R. & LÓPEZ CAZORLA, A. (1997): Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South América. *Biogeographic*, **73** (1): 23-30.
- BOGAN, S.; CENIZO, M. M.; DE LOS REYES, L. M. & GONZÁLEZ, N. E. (2006): Primera ictiofauna continental para el Pleistoceno Medio, Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires, Argentina. *90 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba. Resúmenes*: p. 95.
- BRAGA, L. (1994): Los Characidae de Argentina de las subfamilias Cynopotaminae y Acestorhynchinae. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, **40** (6): 45 pp.
- BUCKUP, P. A. (1998): Relationship of the Characidiinae and Phylogeny of Characiform Fishes (Teleostei: Ostariophys). In: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (edits. MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. & LUCENA, C. A.). Porto Alegre, Edipucrs, pp. 122-141.
- CAZZANIGA, N. J. & SITJAR, C. (1986): Camarones y peces del Arroyo Napostá Grande (prov. de Buenos Aires, Argentina). *Spheniscus*, **2**: 23-28.

- CENIZO, M. M. & IBÁÑEZ, M. B. (2006): Primer registro para el género *Oxyura* Bonaparte, 1928 (Anatidae, Anseriformes) en el Pleistoceno Medio-Tardío de la provincia Buenos Aires. *Ameghiniana*, **43** (4): 29R.
- CIONE, A. L. & TONNI, E. P. (1999): Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. In: *Quaternary Vertebrate Paleontology in South America* (edits. TONNI, E. P. & CIONE, A. L.). *Quaternary of South American and Antarctic Peninsula*, **12**: 23-51.
- CIONE, A. L. & TONNI, E. P. (2005): Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *XVI Congreso Geológico Argentino. Actas*, **11**: 183-200.
- DE LOS REYES, L. M.; CENIZO, M. M.; AGNOLIN, F.; LUCERO, S.; BOGAN, S.; LUCERO, R.; PARDIÑAS, U. F. J.; PREVOSTI, F. & SCANFERLA, A. (2006): Aspectos paleofaunísticos y estratigráficos preliminares de las secuencias plio-pleistocénicas de la localidad Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires, Argentina. *90 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Academia Nacional de Ciencias. Resúmenes*: p. 105.
- GÉRY, J. (1977): *Characoids of the world*. T. F. H. Publications, Neptune City, 672 pp.
- ISLA, F. I.; RUTTER, N. W.; SCHANCK, J. E. & ZÁRATE, M. A. (2000): La transgresión belgranense en Buenos Aires. Una revisión a cien años de su definición. *Rev. Cuat. y Cienc. Amb.*, **1**: 3-14.
- KAVALCO, K. F.; PAZZA, R.; BERTOLLO, L. A. C. & MOREIRA-FILHO, O. (2005): Molecular cytogenetics of *Oligosarcus hepsetus* (Teleostei, Characiformes) from two Brazilian locations. *Genetica*, **124**: 85-91.
- LIMA, F. C. T.; MALABARBA, L. R.; BUCKUP, P. A.; SILVA, J. F. P.; VARI, R. P.; HAROLD, A.; BENINE, R.; OYAKAWA, O. T.; PAVANELLI, C. S.; MENEZES, N. A.; LUCENA, C. A. S.; MALABARBA, M. C. S. L.; LUCENA, Z. M. S.; REIS, R. E.; LANGEANI, F.; CASSATI, L.; BERTACO, V. A.; MOREIRA, C. & LUCINDA, P. H. F. (2003): Genera *Incertae Sedis* in Characidae. In: *Check list of the freshwater fishes of South and Central America* (edits. REIS, R. E.; KULLANDER, S. O. & FERRARIS, C. J., Jr.). Porto Alegre, Edipucrs, pp. 106-169.
- LUCENA, C. A. S. (1993): *Estudo filogenético da família Characidae com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes)*. Doctoral Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil, 188 pp.
- MENEZES, N. A. (1969): Systematics and evolution of the tribe Acestrohynchini (Pisces: Characidae). *Arquiv. Zool.*, **18** (1-2): 1-150.
- MENEZES, N. A. (1976): On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Characoidei). *Arquiv. Zool.*, **28** (2): 1-91.
- MENEZES, N. A. (1987): Três espécies novas de *Oligosarcus* Günther, 1864 e redefinição taxonômica das demais espécies do gênero (Osteichthyes, Teleostei, Characidae). *Bol. Zool., São Paulo*, **11**: 1-39.
- MENEZES, N. A. (1988): Implications of the distribution patterns of the species of *Oligosarcus* (Teleostei; Characidae) from central and southern South America. In: *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns* (edits. HEYERS, W. R. & VANZOLINI, P. E.). Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, pp. 295-304.
- MENEZES, N. A. & GÉRY, J. (1983): Seven new acestrorhynchin characid species (Osteichthyes, Ostariophysi, Characiformes) with comments on the systematics of the group. *Rev. Suisse Zool.*, **90** (3): 563-592.

- MIQUELARENA, A. M. (1986): Estudio de la dentición en peces caracoideos de la República Argentina. *Biología Acuática*, **8**: 1-60.
- MIQUELARENA, A. M. & PROTOGINO, L. C. (1996): Una nueva especie de *Oligosarcus* (Teleostei, Characidae) de la cuenca del Río Paraná, Misiones, Argentina. *Iberingia (Série Zoologia)*, Porto Alegre, **80**: 111-116.
- READING, H. G. & LEVELL, B. K. (1996): Control on the sedimentary rock record. *In: Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy* (edit. READING, H. G.). Blackwell Science, pp. 5-35.
- RIBEIRO, A. C.; CAVALLARO, M. R & FROELICH, O. (2007): *Oligosarcus perdido* (Characiformes, Characidae), a new species of freshwater fish from Serra da Bodoquena, upper Rio Paraguai basin, Brazil. *Zootaxa*, **1560**: 43-53.
- ROBERTS, T. (1969): Osteology and relationships of the characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius* and *Acestrorhynchus*. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **36** (15): 391-500.
- SCHULTZ, P. H.; ZÁRATE, M.; HAMES, B.; KOEBERL, B. C.; BUNCH, T.; STORZER, D.; RENNE, P. & WITTKÉ, J. (2004): The Quaternary impact record from the Pampas, Argentina. *Earth and Planetary Science Letters*, **219**: 221-238.